

2. Полубояринов О.И. Плотность древесины. М.: «Лесная промышленность», 1976. 160 с.
3. Паавилайнен Э. Применение минеральных удобрений в лесу. М., 1983. 92 с.
4. Степаненко И.И. Влияние удобрений на анатомическое строение древесины сосны в разных типах леса // Лесной журнал. 2000. № 4. С. 126–136
5. Шубин В.И., Гелес И.С. Повышение производительности культур сосны и ели на вырубках. П.: Карельский научный центр АН СССР, 1991. 176 с.

## **БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ КОСОСЛОЙНОЙ ДРЕВЕСИНЫ У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ**

**Никерова К.М., Галибина Н.А., Синькевич С.М., Мощенская Ю.Л.,  
Подгорная М.Н., Софронова И.Н.**

*Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск,  
knikeroва@yandex.ru*

Аномальная древесина нередко встречается в природе у древесных растений, среди них карельская береза, сосна обыкновенная, ольха черная, яблоня, клен. Причина появления аномальной древесины – специфические и неспецифические структурные изменения стебля. Первые вызваны паразитарными агентами, а вторые закладываются в апикальных меристемах и в камбии. Апикальные аномалии могут проявиться в появлении «ведьминых метл», фасциаций, карликовых и стелящихся форм. Камбиальные выражаются в виде нарушения упорядоченности направления антиклинальных делений (косослой, волнистая древесина, узорчатая древесина карельской березы) или нарушения частоты и направления антиклинальных делений (придаточные органы, капы и сувели) [1].

У сосны обыкновенной нарушение камбиальной деятельности внешне проявляется наличием косослоя [2–4] – спирального расположения волокон древесины вокруг продольной оси ствола. Косослой наследуется в потомстве, что позволяет рассуждать о генетических причинах его возникновения [2]. Однако в одном и том же насаждении могут встречаться деревья разные по углу и направлению наклона волокон. На степень проявления косослоя могут влиять различные внешние факторы, в том числе климатические и почвенные условия [2]. Косослой изменяет свойства древесины: значительно ухудшается ее качество, затрудняется обработка. Чем больше волокна отклоняются от продольного направления, тем меньшую прочность будет иметь древесина.

Наши исследования, выполненные на деревьях карельской березы с разной степенью узорчатости, показали, что аномальная древесина харак-

теризуется нарушением метаболических реакций у растения, что отражается в особенностях работы ферментных систем углеводного обмена и антиоксидантной системы [5–7].

Мы предположили, что косослой у сосны обыкновенной, возможно, также отразится в нестандартной работе ферментных систем. Для эксперимента мы отбирали деревья сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в возрасте 150–300 лет с прямослойной древесиной и с проявившимся косослоем, выраженным в разной степени (от 2 до 12 градусов наклона). Место отбора: Деревянское лесничество, Карелия. В тканях ствола (ксилема, флоэма) были определены активности сахарозосинтазы (СС), апопластной инвертазы (АпИнв), пероксидазы (ПОД), каталазы (КАТ), а также содержание крахмала, сахарозы, и моносахаров (глюкозы, фруктозы).

Отметим, что прямослойные деревья сосны обыкновенной имели гораздо больший прирост древесины, нежели деревья с выраженным пороком, что уже изначально подчеркивает тот факт, что у деревьев без признаков аномалий интенсивнее протекают ростовые процессы, а у косослойных растений преобладают процессы вторичного метаболизма.

Биохимический анализ позволил нам впервые обнаружить разный механизм утилизации сахарозы у деревьев с прямослойной древесиной и наличием косослоя. По мере увеличения угла косослоя отмечена тенденция на понижение активности СС в тканях ствола, что говорит об уменьшении роли СС в расщеплении сахарозы. У косослойных растений сахара выходит в апопласт и утилизируется там за счет деятельности АпИнв. За увеличением активности АпИнв в ксилеме и, особенно, во флоэме последовало возрастание активности ферментов антиоксидантной системы, вызванное образованием субстратов и активных форм кислорода в ходе включения продуктов расщепления сахарозы – глюкозы и фруктозы – апопластной инвертазой в цикл Кребса и пентозо-фосфатный путь. Такая связь активностей АпИнв и ПОД, как предполагается, объясняется регуляцией процессов за счет экспрессии *PR*-генов [8]. Кроме того, происходило сокращение количества сахарозы и моносахаров, которые интенсивно расходовались на синтез запасного метаболита крахмала в ксилеме, что подтверждается увеличением его содержания.

Обнаруженные закономерности требуют дальнейшего более детального изучения.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Коровин В.В. Структурные аномалии стебля древесных растений / В.В. Коровин, Л.Л. Новичкая, Г.А. Курносов. М.: МГУЛ, 2001. 259 с.
2. Kubler H. Function of spiral grain in trees // Trees. 1991. Vol. 5, N 3. P. 125–135.

3. Wloch W, Mazur E., Beltowski M. Formation of spiral grain in the wood of *Pinus sylvestris* L. // Trees. 2002. Vol. 16, N 4. P. 306–312.

4. Schulgasser K., Witzum A. The mechanism of spiral grain formation in trees // Wood Sci. Technol. 2007. Vol. 41. P. 133–156.

5. Галибина Н.А., Новицкая Л.Л., Никерова К.М. Избыток экзогенных нитратов подавляет формирование аномальной древесины у карельской березы // Онтогенез. 2016а. Т. 47, № 2. С. 83–91.

6. Галибина Н.А., Мошкина Е.В., Никерова К.М., Мощенская Ю.Л., Знаменский С.Р. Активность пероксидазы как индикатор степени узорчатости древесины карельской березы // Лесоведение. 2016. № 4. С. 294–304.

7. Никерова К.М., Галибина Н.А. Влияние нитратного азота на пероксидазную активность в тканях *Betula pendula* Roth var. *pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin) // Сибирский лесной журнал. 2017. № 1. С. 15–24.

8. Zhang C. Han L., Slewinski T.L., Sun J., Zhang J., Wang Z-Y., Turgeon R. Symplastic Phloem Loading in Poplar // *Plant Physiol.* 2014. Vol. 166. P. 306–313.

## **РЕГУЛЯЦИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ЧЕРЕЗ ИЗМЕНЕНИЕ УГЛЕВОДНОГО И ГОРМОНАЛЬНОГО СТАТУСОВ КАМБИАЛЬНОЙ ЗОНЫ**

**Новицкая Л.Л., Галибина Н.А., Мощенская Ю.Л., Николаева Н.Н.,  
Никерова К.М., Тарелкина Т.В.**

*Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск,  
novits@krc.karelia.ru*

Формирование древесины включает в себя образование ее структурных элементов и синтез полимерных компонентов клеточной стенки. Древесина составляет до 80 % биомассы дерева, поэтому поиск путей эффективного управления процессом ее формирования является актуальным с точки зрения повышения продуктивности древесных растений.

В состав древесины входят элементы, выполняющие водопроводящую (трахеиды, сосуды), опорно-механическую (волоконистые трахеиды, волокна либриформа) и запасающую (клетки паренхимы) функции. Из перечисленных функций следует, что изменение количественного соотношения структурных элементов влияет на качество древесины, а также на рост, развитие и продуктивность дерева в целом. Формирование древесины происходит в результате деятельности камбия. Деление, рост и дифференцировка клеток камбиальной зоны древесного растения обеспечиваются притоком фотоассимилатов из листьев. Основной транспортной формой фотоассимилатов у древесных растений умеренной зоны является сахароза. Вовлечение сахарозы в обмен веществ осуществляют ферменты сахарозосинтаза (СС) и инвертаза (Инв). На примере обычной березы повислой (ОБ, *Betula pendula* var. *pendula*) показано, что формирование древесины с нормальным (типичным для вида) соотношением